

Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: *Rhipidomys*) en Venezuela

Franger J. García^{1,2*} y Elvira Sánchez-González³

Abstract

In this study, we compared a new population of *Rhipidomys* from the Sierra de Aroa-Yaracuy State in Venezuela with taxa included within the *R. fulviventer* section *sensu* Tribe (1996). We used geometric morphometrics from selected landmarks on the skull, and mandible of three species of *Rhipidomys*, and three subspecies of *R. fulviventer* housed in Venezuelan museums. We grouped every taxon as *R. venustus* Aroa (Sierra de Aroa), *R. venustus* (Sistema de colinas Lara-Falcón, Cordillera Central, and Andes-Cordillera de Mérida), *R. wetzeli* (Guayana), *R. fulviventer elatturus* (Andes-El Tamá), *R. fulviventer* ssp. 1 (Cordillera Central), and *R. fulviventer tenuicauda* (Cordillera Oriental). We measured every landmark with its opposite with the purpose to corroborate the results with the linear morphometrics, using the program TPSDig. The results support the proposed taxonomy that previously recognized three species, and three subspecies within *R. fulviventer*. However, the analysis separated *R. venustus* Aroa as a distinct group. The landmarks on the dorsal view showed the greatest differences in the *Rhipidomys* studied. *R. venustus* Aroa, and *R. venustus* were the two largest taxa, and *R. wetzeli* was the smallest. Among the subspecies of *R. fulviventer*, *R. f.* ssp. 1, showed less differentiation in the shape, and *R. f. tenuicauda* showed the strongest differentiation. The Sierra de Aroa population needs careful taxonomic revision because it may represent an undescribed taxon within *R. venustus*.

Key words: geometric morphometrics, landmarks, Sierra de Aroa, Yaracuy, Yurubí National Park.

Resumen

Con el propósito de comparar una nueva población de *Rhipidomys* en Venezuela (Sierra de Aroa-estado Yaracuy), se empleó morfometría geométrica en cráneos de tres

¹Laboratorio Museo de Zoología, Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (FACyT). Universidad de Carabobo, Valencia-Venezuela. Campus Bárbula, municipio Naguanagua, Venezuela, Valencia 2005. E-mail: cormura@yahoo.com (FJG)

²Grupo de Exploraciones Científicas Minas de Aroa GECMA-Yaracuy. Calle Comercio, Aroa, municipio Bolívar. cormura@yahoo.com

³Departamento de Biología de Organismos, División de Ciencias Biológicas, Universidad Simón Bolívar. Sartenejas, Miranda-Venezuela. E-mail: elviraalejandra@gmail.com (ES-G)

*Corresponding autor

especies (Sección *fulviventor*), depositados en colecciones venezolanas. Los taxa fueron agrupados de la siguiente forma: *R. venustus* Aroa (Sierra de Aroa), *R. venustus* (Sistema de colinas Lara-Falcón, Cordillera Central y Andes-Cordillera de Mérida), *R. wetzeli* (Guayana), *R. fulviventor elatturus* (Andes-El Tamá), *R. fulviventor* ssp. 1 (Cordillera Central) y *R. fulviventor tenuicauda* (Cordillera Oriental). Se seleccionaron Puntos Anatómicos de Referencia (PAR) en los cráneos y mandíbulas, utilizando el programa TPSDig. Para corroborar estos resultados se hicieron medidas lineales de cada PAR con su opuesto, usando de igual manera TPSDig. Los resultados coincidieron con el arreglo taxonómico actual, separando tres especies y tres subespecies; pero *R. venustus* Aroa quedó en un grupo distinto. El lado dorsal del cráneo expresó las mayores diferencias entre los taxa. *R. venustus* Aroa y *R. venustus* fueron las especies más grandes y *R. wetzeli* fue la más pequeña. Dentro de *R. fulviventor*, *R. f. ssp. 1*, manifestó menos diferencia en la forma y *R. f. tenuicauda* fue la que mostró más diferenciación. La población de la Sierra de Aroa amerita atención ya que podría representar a un taxón no descrito dentro de *R. venustus*.

Palabras clave: morfometría geométrica, Parque Nacional Yurubí, puntos anatómicos de referencia, Sierra de Aroa, Yaracuy.

Introducción

Los roedores arborícolas del género *Rhipidomys* Tschudi 1845, pertenecen a un clado estrictamente Neotropical, incluidos en la tribu Thomasomyini (Tribe 1996; Musser y Carleton 2005). El área de distribución de este género, abarca desde Panamá hasta el sudeste de Brasil y norte de Argentina (Tribe 1996; López-Fuster *et al.* 2001), existiendo también registros en algunas islas del norte de Sur América (Trinidad y Tobago, Bonaire-Antillas Holandesas e Isla de Margarita en Venezuela; Tribe 1996). En la última revisión taxonómica y geográfica de los mamíferos del mundo, se reconocen 17 especies de *Rhipidomys* (Musser y Carleton 2005). Sin embargo, recientes revisiones morfológicas, acompañadas de análisis moleculares para algunos representantes de este género en Brasil y Paraguay (Tribe 2005; De Andrade Costa *et al.* 2011; De la Sancha *et al.* 2011), han elevado el número a 21 especies.

En Venezuela *Rhipidomys* se encuentra representado por ocho especies (Sánchez-Hernández y Lew 2012), incluidas en tres secciones propuestas por Tribe (1996): sección *fulviventor* (*R. fulviventor*, *R. venustus* y *R. wetzeli*), sección *macconnelli* (*R. macconnelli*) y sección *leucodactylus* (*R. leucodactylus*, *R. couesi*, *R. venezuelae* y *R. nitela*). Actualmente se reconocen sólo tres subespecies para los *Rhipidomys* venezolanos dentro de *R. fulviventor* (*R. f. elatturus*, *R. f. tenuicauda* y *R. f. ssp. 1*; Musser y Carleton 2005).

Algunos de los caracteres morfológicos externos que distinguen a los representantes de este género son: pies anchos con almohadillas plantares desarrolladas, acompañada de un parche de pelos oscuro sobre su superficie dorsal; cola gruesa y peluda, frecuentemente con un mechón de pelos terminales que varía en longitud; rostro corto con ojos grandes y vibras mistaciales largas, sobrepasando las puntas de las orejas cuando éstas son plegadas hacia atrás. A nivel craneal, la morfología posterior del paladar y su extensión hacia la parte anterior del tercer molar superior, en conjunto con

las fosas palatinas post-laterales pequeñas o ausentes (Voss *et al.* 2001), son algunos de los caracteres diagnósticos que diferencian a estos roedores del resto en la subfamilia sigmodontinae.

Además de los caracteres tradicionales (e.g. mediciones, morfología externa e interna), que comúnmente son utilizados para separar a los diferentes organismos vivos y extintos, se han empleado desde hace algún tiempo técnicas basadas en morfometría geométrica (Cardini y Elton 2007). La morfometría geométrica es un método matemático con fundamentos biológicos que descompone la variación resultante de la fisiología de los individuos (tamaño), de aquellas más estables propias de la población, producto del componente genético (forma) en un espacio bi o tridimensional (Bookstein 1991; Rohlf y Marcus 1993; Adams *et al.* 2004; Zelditch *et al.* 2004). Esta potente herramienta se basa en un análisis sobre la conformación (forma) de diversas estructuras biológicas en los individuos (Dujardin 2000), determinando así la variación de la forma existente en dichas estructuras (Rohlf y Marcus 1993).

Este método ha sido empleado en el campo de la taxonomía y filogenia de invertebrados (e.g. Soto-Vivas *et al.* 2011; Bechara y Liria 2012), así como de vertebrados (e.g. Acero *et al.* 2005; Cordeiro-Estrela *et al.* 2008; Marchán-Rivadeneira *et al.* 2010); en este último caso, se han utilizado en diferentes estructuras morfológicas como cráneos, molares, mandíbulas y escapulas en diversos grupos de mamíferos para determinar variaciones intra e interespecíficas y establecer relaciones filogenéticas (Guerrero *et al.* 2003; Bogdanowicz *et al.* 2005; Camul y Polly 2005; Morgan 2009; Lencastre 2011).

Particularmente, en el estudio de mamíferos venezolanos, se conocen algunos trabajos que utilizaron morfometría geométrica para describir los cambios en la forma de los miembros posteriores de nueve géneros de roedores de la subfamilia Sigmodontinae (Rivas y Linares 2006) y documentar las relaciones filogenéticas asociadas con la variación y desarrollo de los cráneos para dos especies del complejo *Proechimys guairae* y *P. trinitatis* (Corti *et al.* 1998).

Partiendo de nuevos registros de individuos de una población alopátrica de *Rhipidomys*, asignados a la especie *R. venustus* proveniente del noroccidente de Venezuela (Sierra de Aroa), se realizó un estudio comparativo entre la conformación craneal y mandibular de las poblaciones en la Sección *fulviventor* (*sensu* Tribe 1996) para el país, empleando técnicas de morfometría geométrica (Rohlf 2007). Se planteó responder las siguientes interrogantes: 1) ¿Podrá la morfometría geométrica discriminar de igual manera como la morfometría tradicional a las especies y subespecies de la Sección *fulviventor* señaladas para Venezuela, basados en la conformación de sus cráneos y mandíbulas en un número pequeño de muestras disponibles? 2) ¿Son estas conformaciones caracteres diagnósticos de apoyo, que permitan determinar si la nueva población alopátrica de la Sierra de Aroa, asignada a *Rhipidomys venustus* es conespecífica con el resto?

Material y Métodos

Material Biológico. Se examinaron 37 cráneos de individuos adultos (clases de edad 2-4; Tribe 2005), incluidos en tres especies de *Rhipidomys* (*R. venustus*, *R. fulviventor* y *R. wetzeli*) y tres subespecies de *Rhipidomys fulviventor* (*R. f. elatturus*, *R. f.*

tenuicauda y *R. f. ssp. 1*). Todos los especímenes se encuentran depositados en las siguientes colecciones zoológicas venezolanas (Apéndice 1): Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo (MZUC-Valencia, Estado Carabobo) y Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG-Maracay, Estado Aragua).

Adquisición de datos. Debido al bajo número de muestras disponibles en las colecciones venezolanas y a la no evidencia de dimorfismo sexual de *Rhipidomys* en Venezuela (Tribe 1996), para los análisis no se consideraron los sexos. Como uno de nuestros objetivos estaba enfocado en comparar los nuevos registros de *R. venustus* de la Sierra de Aroa, ya que los mismos provienen de un área que ha sido considerada con altos niveles de especiación y endemismo (Delgado *et al.* 2011; García *et al.* 2012; Quiroga-Carmona y Molinari 2012), se le colocó a éstos una simbología y nombre distinto del resto de los *Rhipidomys venustus* en todos los análisis. Sin embargo, hay que destacar que al momento de correr los datos en los programas, toda la muestra fue tratada como un solo conjunto y cada programa se encargó de hacer las discriminaciones correspondientes.

Los taxa quedaron asignados de la siguiente manera (Fig. 1): *R. venustus* (Sistema de Colinas Lara-Falcón, Cordillera Central y Andes, en la Cordillera de Mérida), *R. venustus* Aroa (Sierra de Aroa), *R. f. elatturus* (Andes del Macizo El Tamá), *R. f. ssp.1* (Cordillera Central), *R. f. tenuicauda* (Cordillera Oriental) y *R. wetzeli* (Guayana).

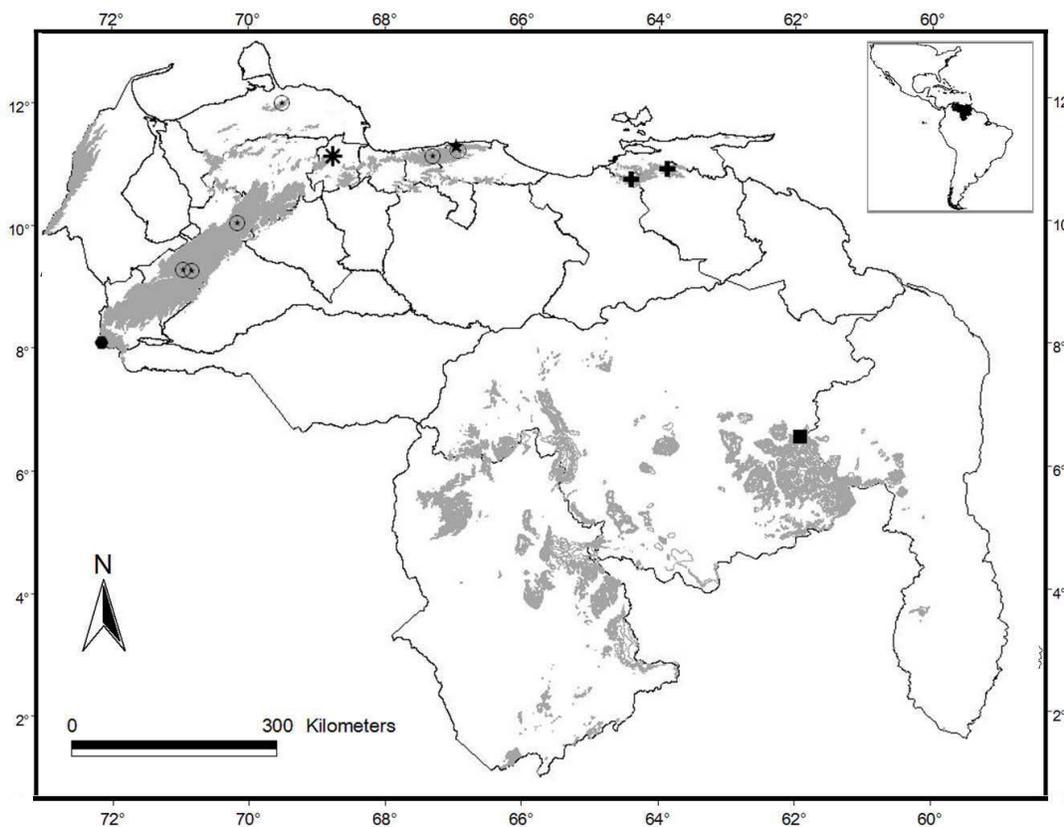


Figura 1. Ubicaciones geográficas de los grupos de *Rhipidomys* (Sección *fulviventer*), en Venezuela, utilizadas en este trabajo. *R. venustus* Aroa, Sierra de Aroa (Asterisco); *R. f. ssp. 1*, Cordillera Central (estrella); *R. wetzeli*, Guayana (cuadro); *R. f. elatturus*, Andes (Macizo El Tamá; círculo sólido); *R. venustus*, Sistema de Colinas Lara-Falcón, Cordillera Central y Andes (Cordillera de Mérida; círculo abierto) y *R. f. tenuicauda*, Cordillera Oriental (cruz). Las áreas de color gris corresponden a alturas mayores de 1,000 m.

Con el objetivo de minimizar el error en las escalas, todos los cráneos fueron fotografiados por la misma persona y se estableció un protocolo para la toma de las fotos (uso de trípode, uso de una escala en cada foto, calibración de luz proveniente de la cámara,

fuente externa y ambiental). Las estructuras fotográficas correspondieron a las vistas dorsal, ventral y lateral de cada cráneo, así como la vista lateral de la mandíbula (Fig. 2). Para cada vista se escogieron Puntos Anatómicos de Referencia (PAR) del tipo I y II (*sensu* Bookstein 1991; Fig. 2). Los criterios para escoger los PAR estuvieron basados en puntos morfológicos homólogos considerados como caracteres taxonómicos dentro del grupo (Tribe 1996). Adicionalmente, para comparar las diferencias en forma y tamaño se realizaron medidas lineales en cada PAR con su respectivo opuesto (Tabla 1).

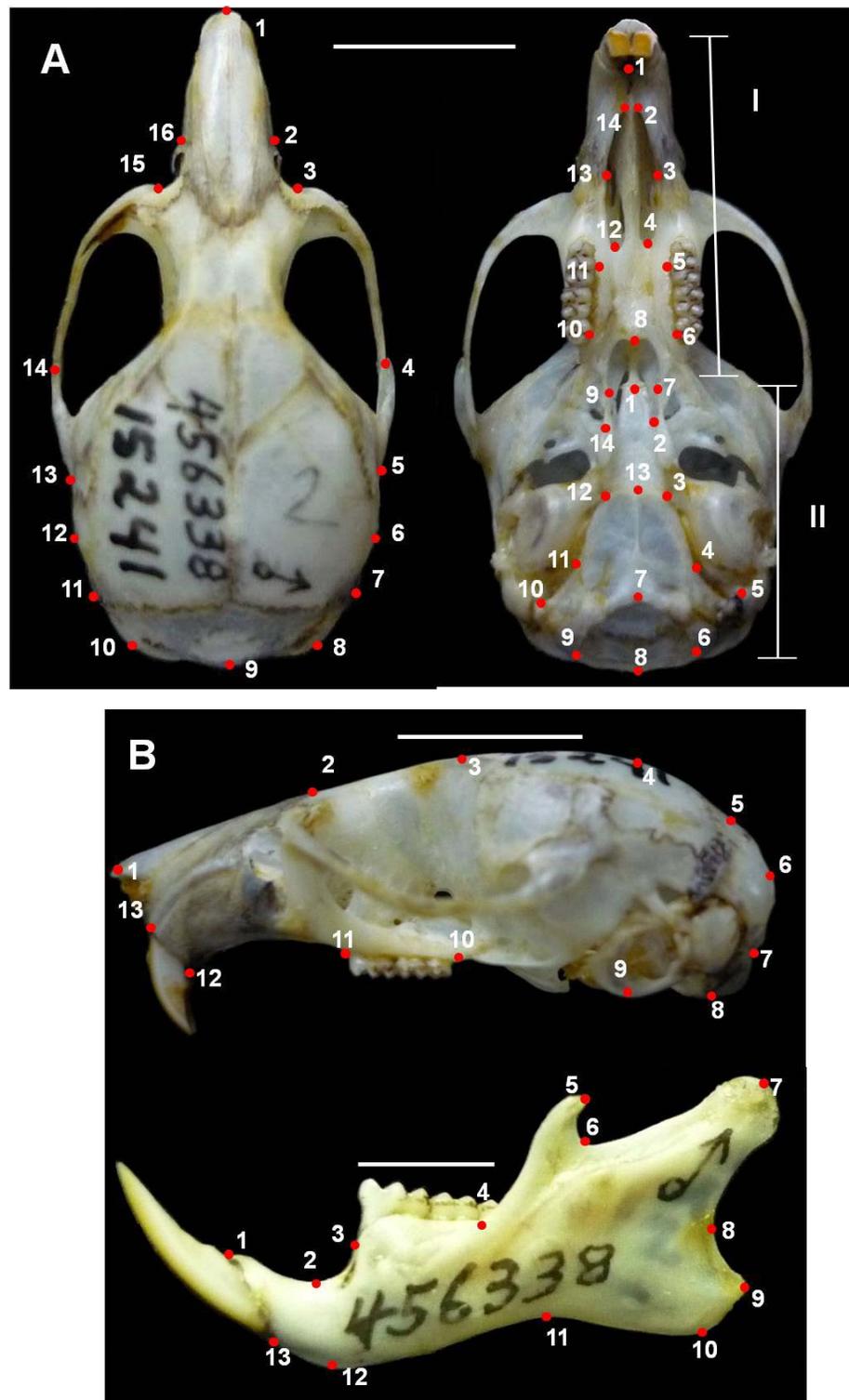


Figura 2. Cráneo de *R. f. elatturus* (EBRG-15241), mostrando los PAR usados para la morfometría geométrica (A). Vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha) del cráneo. I = sección anterior-media y II = sección media-posterior. Escala = 10mm. (B). Vista lateral del cráneo (superior) y mandíbula lateral (inferior). Escalas 10 y 3 mm, respectivamente.

MEDIDAS CRANEALES	<i>R. venustus</i>	<i>R. venustus</i> Aroa	<i>R. f.</i> <i>tenuicauda</i>	<i>R. f. elatturus</i>	<i>R. f. ssp. 1</i>	<i>R. wetzeli</i>
DORSAL	n = 8	n = 8	n = 7	n = 6	n = 3	n = 3
Longitud Total del cráneo	41.50 ± 3.76 35.39 - 44.88	42.80 ± 3.48 36.29 - 46.85	39.03 ± 2.64 34.88 - 42.77	34.69 ± 1.25 32.77 - 36.75	35.50 ± 0.86 34.89 - 36.49	31.56 ± 2.63 29.43 - 34.51
Ancho occipital	9.95 ± 0.80 8.84 - 11.24	9.74 ± 0.86 8.94 - 10.93	9.07 ± 0.65 8.21 - 10.04	9.17 ± 0.88 7.80 - 10.45	9.60 ± 0.199 9.48 - 9.83	7.82 ± 0.57 7.22 - 8.37
Ancho de la caja cefálica	18.41 ± 1.51 16.61 - 20.68	18.35 ± 1.27 16.99 - 19.80	17.22 ± 0.83 16.27 - 18.26	16.01 ± 0.72 15.16 - 16.94	16.77 ± 0.94 15.93 - 17.79	15.42 ± 1.23 14.67 - 16.85
Ancho cigomático	20.98 ± 2.03 17.81 - 23.23	21.24 ± 2.13 17.02 - 23.62	18.82 ± 1.17 17.45 - 20.47	17.55 ± 0.81 16.43 - 18.44	16.61 ± 0.52 16.03 - 17.03	15.99 ± 1.72 14.48 - 17.87
Ancho cigomático en la raíz posterior	19.33 ± 1.60 16.89 - 21.21	19.10 ± 1.36 17.59 - 20.51	18.05 ± 0.85 17.02 - 18.87	16.50 ± 0.69 15.67 - 17.29	17.30 ± 0.97 16.41 - 18.34	15.73 ± 1.12 14.93 - 17.01
Ancho del parietal	8.88 ± 0.71 7.67 - 9.93	9.63 ± 0.76 8.50 - 10.55	8.57 ± 0.50 7.86 - 9.04	7.54 ± 0.32 7.11 - 8.05	7.81 ± 0.56 7.16 - 8.22	7.46 ± 0.90 6.91 - 8.51
Ancho del rostro	6.23 ± 0.54 5.59 - 6.91	6.88 ± 0.54 6.01 - 7.63	6.01 ± 0.54 5.24 - 6.84	5.28 ± 0.23 5.03 - 5.63	5.36 ± 0.10 5.27 - 5.47	5.08 ± 0.40 4.66 - 5.47
Longitud del rostro	10.27 ± 0.93 8.16 - 11.25	11.57 ± 0.37 10.95 - 11.94	10.17 ± 0.83 8.96 - 11.52	10.15 ± 0.52 9.40 - 10.42	9.39 ± 0.38 8.95 - 9.68	8.60 ± 0.72 7.93 - 9.37
VENTRAL	n = 9	n = 8	n = 7	n = 6	n = 3	n = 4
Longitud paladar	20.67 ± 2.61 14.90 - 23.61	22.78 ± 0.80 21.32 - 24.05	19.20 ± 1.34 16.72 - 20.87	18.44 ± 0.72 17.30 - 19.24	18.92 ± 0.45 18.63 - 19.45	16.08 ± 0.42 15.65 - 16.48
Ancho del paladar en el M1	4.79 ± 0.23 4.54 - 5.18	4.76 ± 0.59 3.40 - 5.38	4.09 ± 0.53 3.34 - 4.96	3.94 ± 0.13 3.76 - 4.15	3.89 ± 0.41 3.58 - 4.37	3.84 ± 0.17 3.60 - 4.00
Ancho del paladar en M3	5.21 ± 0.26 4.78 - 5.62	5.19 ± 0.75 3.52 - 6.04	4.31 ± 0.54 3.42 - 5.00	4.47 ± 0.21 4.20 - 4.83	4.34 ± 0.46 3.90 - 4.83	4.12 ± 0.12 3.96 - 4.26
Longitud de la foramina incisivas	9.73 ± 0.59 8.76 - 10.33	9.67 ± 1.20 6.88 - 10.81	8.51 ± 0.64 7.37 - 9.30	7.85 ± 0.52 7.14 - 8.65	8.49 ± 0.67 7.80 - 9.15	7.72 ± 0.36 7.38 - 8.22
Ancho de la foramina incisivas	3.49 ± 0.38 3.04 - 4.13	3.26 ± 0.43 2.30 - 3.80	3.34 ± 0.25 3.02 - 3.80	2.79 ± 0.23 2.55 - 3.11	2.94 ± 0.31 2.59 - 3.20	2.74 ± 0.05 2.68 - 2.80
Ancho del foramen magnum	3.22 ± 0.18 3.03 - 3.58	3.09 ± 0.43 2.14 - 3.68	2.90 ± 0.25 2.51 - 3.22	2.94 ± 0.33 2.55 - 3.49	2.65 ± 0.38 2.28 - 3.04	2.59 ± 0.10 2.44 - 2.66
Longitud basi-esfenoide	6.87 ± 0.91 5.08 - 8.04	7.27 ± 0.58 6.01 - 7.80	6.32 ± 0.62 5.44 - 7.30	5.66 ± 0.67 4.55 - 6.25	6.30 ± 0.41 5.96 - 6.76	5.44 ± 0.13 5.33 - 5.64
Ancho basi-esfenoide anterior	1.53 ± 0.19 1.26 - 1.83	1.48 ± 0.17 1.28 - 1.79	1.35 ± 0.20 1.02 - 1.56	1.45 ± 0.09 1.34 - 1.58	1.50 ± 0.41 1.06 - 1.89	1.39 ± 0.20 1.16 - 1.66
Ancho basi-esfenoide posterior	3.52 ± 0.55 2.73 - 4.47	4.11 ± 0.42 3.57 - 4.96	3.50 ± 0.46 2.77 - 4.23	3.08 ± 0.51 2.31 - 3.85	3.16 ± 0.08 3.09 - 3.25	2.84 ± 0.30 2.41 - 3.13
Longitud del puente paladar	5.83 ± 0.92 3.88 - 6.93	6.54 ± 0.35 5.95 - 6.87	5.61 ± 0.49 4.95 - 6.40	5.45 ± 0.17 5.11 - 5.58	5.27 ± 0.23 5.01 - 5.42	4.38 ± 0.13 4.23 - 4.56
LATERAL	n = 9	n = 8	n = 7	n = 6	n = 3	n = 4

Tabla 1. Medidas lineales tomadas en los PAR elegidos de las tres vistas del cráneo y mandíbula lateral de las especies de *Rhipidomys* de la Sección *fulviventor* en Venezuela. El estadístico univariado incluye la Media ± Desviación estándar, el intervalo inferior y superior.

Altura del rostro	7.27 ± 0.25 5.81 - 8.07	8.04 ± 0.54 7.37 - 8.93	6.90 ± 0.56 5.88 - 7.43	6.82 ± 0.37 6.39 - 7.53	6.33 ± 0.26 6.16 - 6.64	5.88 ± 0.39 5.40 - 6.30
Altura del cráneo detrás del M3	11.94 ± 1.17 9.49 - 7.34	13.23 ± 0.80 12.22 - 14.31	11.03 ± 0.66 10.04 - 11.87	11.66 ± 0.43 11.40 - 12.54	11.07 ± 0.63 10.53 - 11.77	9.91 ± 0.50 9.25 - 10.37
Altura del cráneo en la bula timpánica	14.26 ± 1.75 10.73 - 16.75	14.37 ± 0.91 12.63 - 15.24	12.97 ± 0.48 12.30 - 13.62	14.76 ± 0.75 13.41 - 15.54	14.29 ± 1.28 13.07 - 15.63	12.49 ± 1.08 11.20 - 13.46
MANDIBULA	<i>n</i> = 9	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 7	<i>n</i> = 6	<i>n</i> = 3	<i>n</i> = 4
Longitud total de la mandíbula	18.56 ± 1.60 15.08 - 20.48	19.21 ± 1.69 17.13 - 22.52	16.86 ± 0.80 15.63 - 17.78	17.39 ± 0.63 16.52 - 18.13	16.84 ± 0.90 15.90 - 17.71	15.39 ± 0.23 15.17 - 15.71
Profundidad de la rama mandibular	3.91 ± 0.98 3.26 - 4.13	4.19 ± 0.29 3.90 - 4.77	3.41 ± 0.19 3.23 - 3.80	3.42 ± 0.15 3.28 - 3.68	3.36 ± 0.28 3.06 - 3.62	2.94 ± 0.29 2.66 - 3.27
Altura de la hendidura sigmoidea	6.12 ± 0.48 5.38 - 6.70	6.46 ± 0.63 5.87 - 7.53	5.60 ± 0.38 4.97 - 6.03	5.84 ± 0.14 5.61 - 6.05	5.25 ± 0.40 4.84 - 5.65	4.85 ± 0.31 4.44 - 5.12
Altura del proceso condilar	10.53 ± 1.15 8.51 - 12.23	11.53 ± 1.21 10.50 - 13.51	9.63 ± 0.75 8.61 - 10.65	10.00 ± 0.26 9.62 - 10.33	9.51 ± 0.92 8.57 - 10.41	9.06 ± 0.58 8.55 - 9.90
Altura del proceso coronoide	8.03 ± 0.63 6.65 - 8.79	8.39 ± 0.76 7.49 - 9.67	7.15 ± 0.51 6.55 - 7.73	7.64 ± 0.34 7.10 - 8.07	6.88 ± 0.68 6.29 - 7.63	6.52 ± 0.32 6.19 - 6.91
Ancho del dentario	9.08 ± 0.79 7.13 - 9.82	9.38 ± 1.05 8.04 - 11.42	8.10 ± 0.64 7.27 - 9.01	7.75 ± 0.53 7.13 - 8.40	7.87 ± 0.55 7.25 - 8.30	7.60 ± 0.50 6.94 - 7.99

El total de los PAR por imagen seleccionada fueron: vista dorsal del cráneo ($n = 16$); vista ventral anterior-media del cráneo ($n = 14$); vista ventral media-posterior del cráneo ($n = 14$); vista lateral del cráneo ($n = 13$) y vista lateral de la mandíbula ($n = 13$). La descripción de los PAR se muestra en el Apéndice 2. Las configuraciones de coordenadas (x - y) de los PAR y las medidas lineales fueron realizadas usando el programa TPSDig (Rohlf 2007).

Morfometría Geométrica. En cada vista, los PAR seleccionados generaron una matriz de coordenadas (x - y) que representan las configuraciones geométricas de cada estructura (cráneo y mandíbula) por espécimen. Cada una de estas matrices de configuraciones de coordenadas fueron sometidas a un Análisis Generalizado de Procrustes con el programa CoordGen (Sheets 2005a), donde la variación asociada a los efectos de posición, orientación y escala es eliminada mediante una sobreposición Procrustes, usando la estimación de los mínimos cuadrados. En líneas generales este análisis consta de tres pasos iterativos: 1) cada configuración se centra en el origen del sistema de coordenadas y luego se ajusta a una unidad de tamaño común; 2) las configuraciones escaladas se trasladan unas sobre otras sobreponiéndose, de tal modo que coincidan sus centros de gravedad (centroides) y 3) se rotan hasta minimizar las distancias entre cada PAR de cada individuo y una configuración promedio, utilizando el criterio matemático de los mínimos cuadrados. Cada vez que se ejecutan estos tres pasos se calcula una configuración geométrica promedio que, progresivamente, se va optimizando con cada iteración (Bookstein 1991; Adams *et al.* 2004).

Análisis de tamaño y conformación. Los residuos del Análisis Generalizado de Procrustes generaron dos nuevas matrices; una que corresponde a las Desviaciones Parciales (*partial warps* = P_w) y otra que corresponde al estimador Tamaño Centroide (TC); éste se obtiene al calcular la raíz cuadrada de la suma de las distancias, elevadas al cuadrado, desde cada punto anatómico al centroide (Bookstein 1991). La matriz P_w se

empleó para realizar el Análisis de Variables Canónicas (AVC) con el programa CVAGen (Sheets 2005b), siguiendo a Rodríguez (2007), donde se calcularon las distancias de Mahalanobis para obtener la proporción de grupos re-clasificados y un análisis multivariado de varianza (MANOVA) por cada eje canónico, que nos permitió cubrir los casos con dos o más variables dependientes simultáneamente (Rodríguez 2007).

La clasificación de los 37 especímenes en los grupos *a priori* para cada vista se basó según la identificación en los catálogos de los individuos depositados en los museos revisados (MZUC y EBRG): *R. venustus* ($n = 17$), *R. f. elatturus* ($n = 6$), *R. f. ssp. 1* ($n = 3$), *R. f. tenuicauda* ($n = 7$) y *R. wetzeli* ($n = 4$). Las reclasificaciones *a posteriori* se establecieron de acuerdo a las distancias de Mahalanobis entre la conformación de cada individuo y la conformación media de cada especie y subespecie.

Las distancias de Mahalanobis calculadas en el AVC, se asociaron a la probabilidad de conocer cada conformación individual con respecto a la media de la especie o subespecie (mismo grupo) o del resto de los taxa (diferentes grupos), lo que permite establecer una reclasificación. La matriz con los valores de TC se analizó en PAST (PAleontological STATistics; Hammer y Harper 2011), mediante la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$), con corrección de Bonferroni, para determinar si existían diferencias significativas en el TC del cráneo (vista dorsal, ventral y lateral) y mandíbula entre los individuos de cada grupo. Finalmente, los cambios de conformación en las estructuras sobre el espacio del AVC, fueron observados empleando la función de interpolación de placas de deformación (*Thin-Plate Spline*, TPS) del programa CVAGen (Sheets 2005b), donde se obtuvo una representación visual (rejillas de deformación), de las diferencias en conformación, con respecto a la configuración promedio (Van der Molen *et al.* 2007).

Resultados

Cráneo-vista dorsal. Los resultados del Tamaño Centroide (TC), muestran que los individuos de *R. wetzeli* presentaron un tamaño significativamente menor (41.94 mm \pm 2.73; $P < 0.01$). No se observaron diferencias importantes entre *R. f. elatturus* (46.57 mm \pm 3.98), *R. f. ssp. 1* (47.62 mm \pm 0.97), *R. f. tenuicauda* (49.66 mm \pm 3.11) y *R. venustus* (Sistema de Colinas Lara-Falcón, Cordillera Central y Los Andes; 50.87 mm \pm 4.44). Por su parte, los individuos de *R. venustus* provenientes de la Sierra de Aroa se separaron de forma significativa al ser el grupo con mayor TC en el cráneo (53.60 mm \pm 1.65; $P < 0.05$).

Se presentan los resultados de la prueba de reclasificación de cada eje discriminante del AVC: Eje 1 Wilks lambda ($\Lambda^1 = 0.0001$, $\chi^2 = 295.3124$, g.l. = 140, y $P < 0.0001$). Eje 2 Wilks lambda ($\Lambda^1 = 0.0001$, $\chi^2 = 164.5393$, g.l. = 108, y $P < 0.0001$). Las muestras reclasificadas (basadas en las distancias de Mahalanobis) fueron perfectamente asignadas (100%) a su grupo correspondiente: *R. f. elatturus* (6/6); *R. f. ssp. 1* (3/3); *R. f. tenuicauda* (7/7); *R. wetzeli* (3/3); pero de igual manera, todos los individuos de *R. venustus* de la Sierra de Aroa (8/8), definidos de aquí en adelante como "*R. venustus* Aroa", quedaron separados del resto de los *R. venustus* (8/8). El diagrama factorial del AVC para esta vista (Fig. 3A), muestra una separación marcada de tres grupos en la forma dorsal del cráneo (*R. venustus*, *R. fulviventer* y *R. wetzeli*), tres subespecies de *Rhipidomys fulviventer* y discrimina a la reciente población descubierta de la Sierra de Aroa (*R. venustus* Aroa).

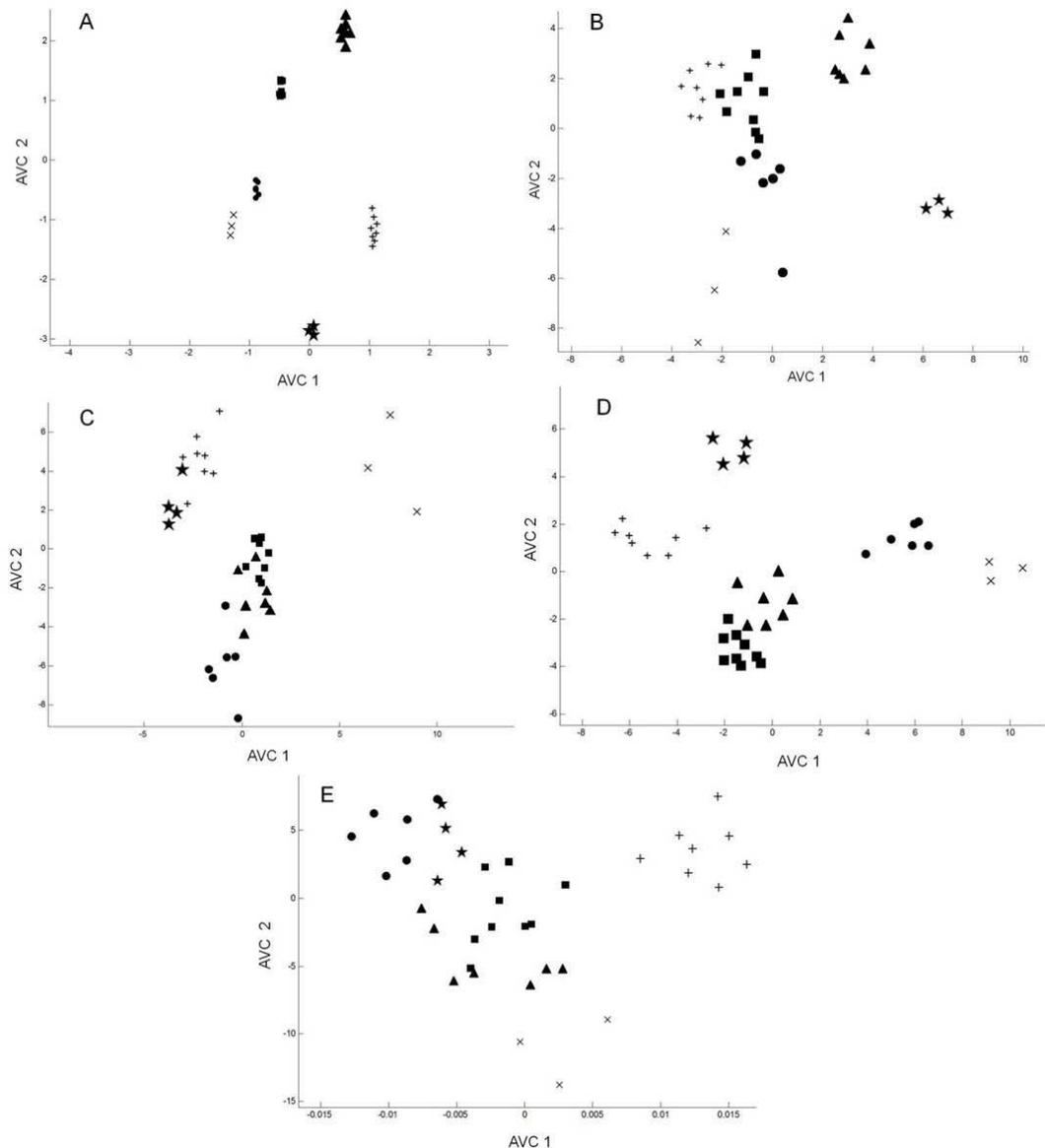


Figura 3. Análisis de las especies de *Rhipidomys* (Sección *fulviventer*), utilizadas en este estudio, mostrando la reclasificación *a posteriori* (basados en distancias Mahalanobis). Estrellas = *R. wetzeli*; cruces = *R. venustus* Aroa; equis = *R. f. ssp.1*; círculos = *R. f. elatturus*; cuadros = *R. venustus* y triángulos = *R. f. tenuicauda*. Vista del cráneo: dorsal (A), lateral (B), ventral anterior-media (C), ventral media-posterior (D) y mandíbula lateral (E).

La función de interpolación de placas de deformación (TPS), mostró diferencias en los PAR 2 y 16, que se desplazan verticalmente hacia abajo en las configuraciones de *R. f. elatturus* y *R. f. ssp. 1* (Fig. 4). Por su parte, *R. wetzeli*, comparte también diferencias en los PAR 2 y 16, pero adicionalmente, se observó un acortamiento de la celda correspondiente a la región cefálica (PAR 6 y 12; Fig. 4). Los PAR 6 y 12 se desplazaron diagonalmente en sentido ascendente en *R. venustus* y descendente en *R. venustus* Aroa, respectivamente (Fig. 4). En *R. f. tenuicauda*, el rostro y la región cefálica se estrechan (PAR 2, 6, 12 y 16; Fig. 4).

La Tabla 1 muestra claramente que *R. venustus* y *R. venustus* Aroa tienen los cráneos más grandes en la longitud total y hacia la parte posterior en la región cefálica; por su parte *R. wetzeli* posee el cráneo más pequeño en todas las medidas, comparada con el resto de los taxa. El cráneo de *R. f. tenuicauda* fue ligeramente mayor comparado con el resto de las subespecies de *R. fulviventer* en la longitud total y en cinco medidas asociadas a la región posterior.

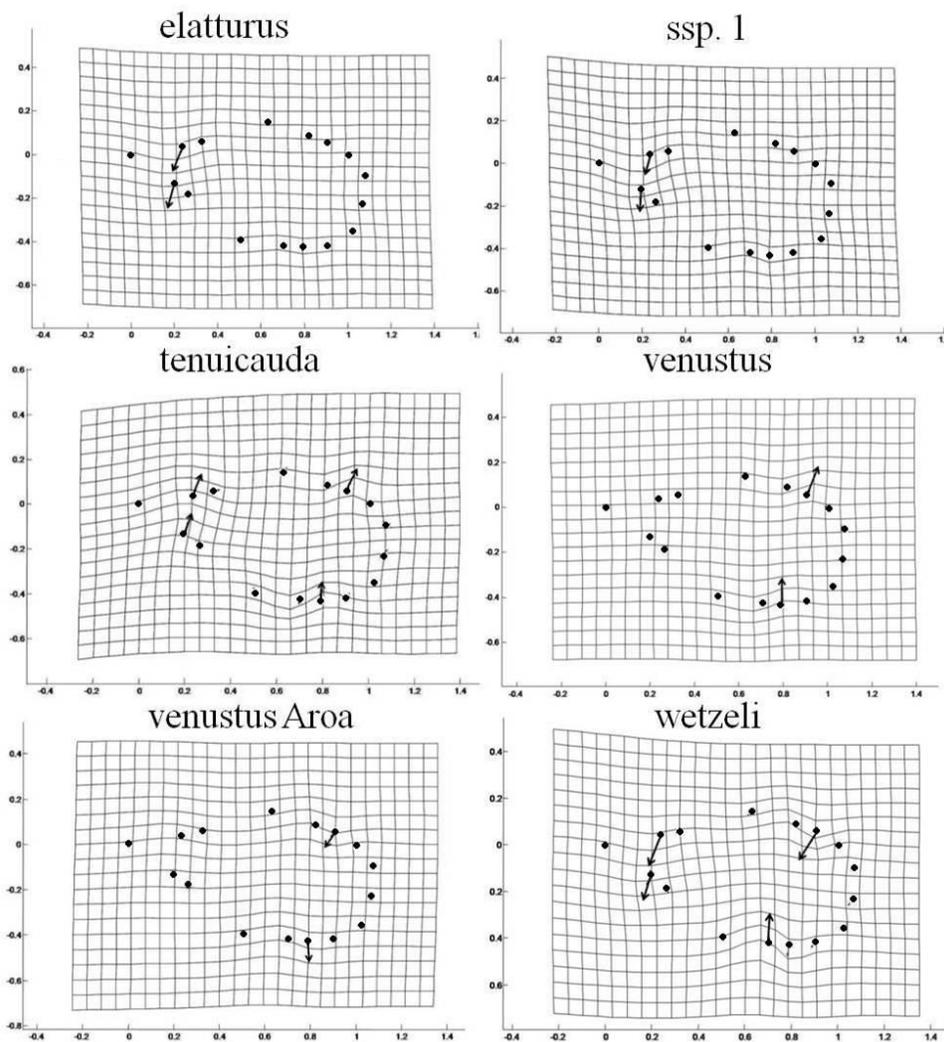


Figura 4. Rejillas de deformaciones de la vista dorsal del cráneo de *Rhipidomys* (Sección *fulviventer*), mostrando los PAR en donde ocurrieron las diferencias de los grupos *a posteriori*.

Cráneo-vista lateral. Se encontraron diferencias significativas ($P < 0.01$) entre el TC de las subespecies de *R. fulviventer*: *R. f. elatturus* (46.63 mm \pm 2.247), *R. f. ssp. 1* (48.55 mm \pm 3.44) y *R. f. tenuicauda* (46.30 mm \pm 2.86), con respecto a *R. wetzeli* (39.34 mm \pm 2.54), que posee el tamaño menor de todos los grupos. Mientras que *R. venustus* (53.10 mm \pm 3.98) y *R. venustus Aroa* (53.15 mm \pm 4.40), presentaron tamaños significativamente mayores ($P < 0.01$) con respecto a las otras especies.

Se presentan los resultados de la prueba de reclasificación con un sólo eje discriminante del AVC: Eje 1 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0002, $\chi^2 = 175.1175$, g.l. = 110, y $P < 0.0001$. Las muestras asignadas al 100% incluyeron *R. f. tenuicauda* (7/7) y *R. wetzeli* (3/3), seguidas de *R. f. elatturus* (83%; 5/6), *R. venustus Aroa* (75%; 6/8), *R. f. ssp.1* (66%; 2/3) y *R. venustus* (55%; 5/9). Dos taxa (*R. wetzeli* y *R. f. tenuicauda*), muestran las formas más diferentes, mientras que el resto (*R. venustus*, *R. venustus Aroa*, *R. f. ssp. 1* y *R. f. elatturus*), son más parecidas en la forma lateral del cráneo (Fig. 3B). La función TPS mostró un estrechamiento en la región anterior (PAR 12) y posterior (PAR 5 y 8) en las configuraciones de *R. f. elatturus* y *R. f. ssp.1* (Fig. 5); mientras que en *R. f. tenuicauda* y *R. venustus*, estos puntos se extendieron (Fig. 5). En *R. venustus Aroa*, los PAR 10 y 11, se desplazaron en sentido contrario alargando las celdas (Fig. 5). Por el contrario, en *R. wetzeli* estos puntos se acercan (Fig. 5).

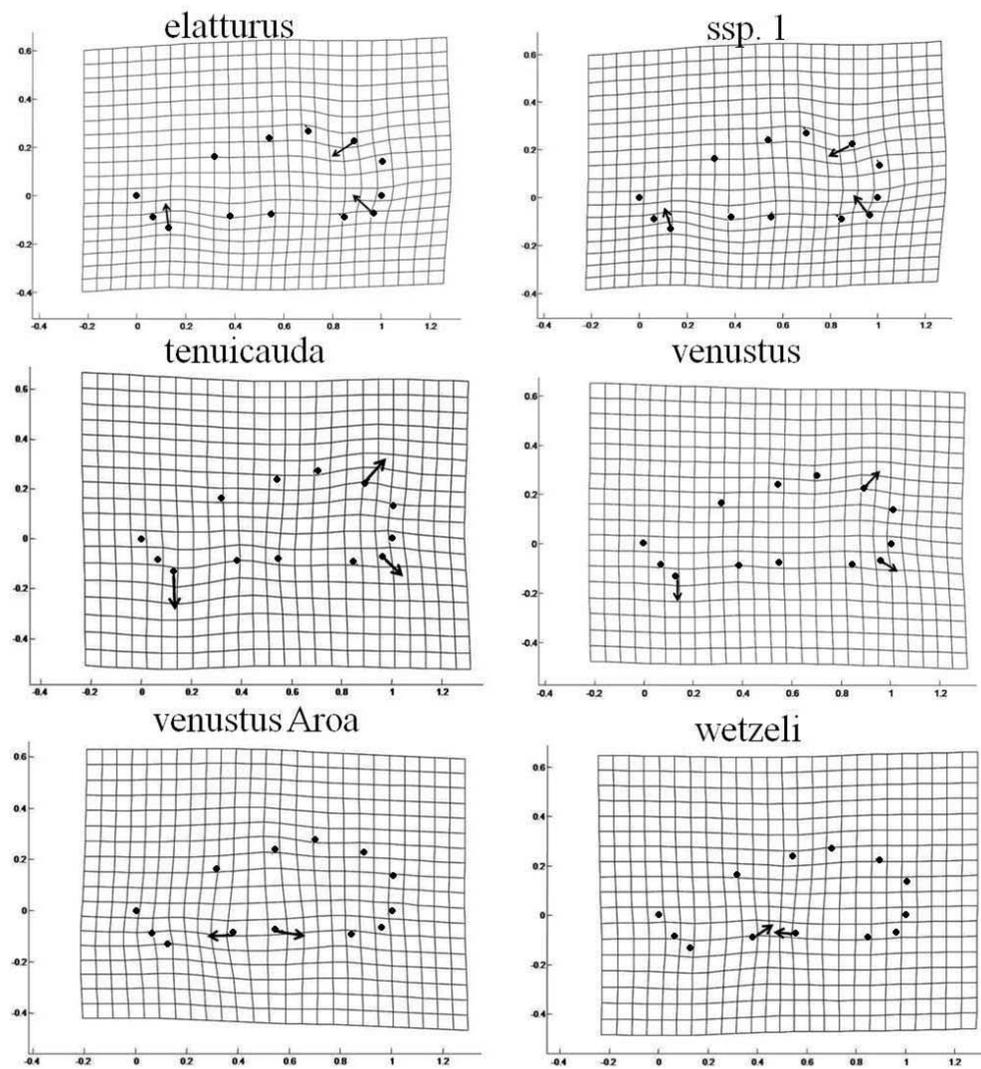


Figura 5. Rejillas de deformaciones de la vista lateral del cráneo de *Rhipidomys* (Sección *fulviventer*), mostrando los PAR en donde ocurrieron las diferencias de los grupos *a posteriori*.

En las medidas lineales (Tabla 1), *R. venustus* y *R. venustus* Aroa tienen el rostro más elevado que el resto. Entre estos dos grupos de *Rhipidomys venustus*, *R. venustus* Aroa presenta un cráneo más elevado detrás del M3. En la parte posterior del cráneo (en la bula timpánica), *R. venustus*, *R. venustus* Aroa, *R. f. elatturus* y *R. f. ssp. 1*, son los que poseen una mayor altura.

Cráneo-vista ventral. La región anterior-media tuvo un TC significativamente menor ($18.16\text{mm} \pm 0.45$; $P < 0.01$) en *R. wetzeli*, comparado con las otras especies. No se observaron diferencias importantes entre *R. f. elatturus* ($20.55\text{ mm} \pm 0.65$), *R. f. ssp. 1* ($21.92\text{ mm} \pm 0.16$) y *R. f. tenuicauda* ($22.94\text{ mm} \pm 0.38$). Mientras que *R. venustus* ($24.55\text{ mm} \pm 0.64$) y *R. venustus* Aroa ($26.63\text{ mm} \pm 0.89$) presentaron tamaños significativamente mayores ($P < 0.01$), con el resto; sin embargo entre ellos no hubo diferencias.

Los resultados de la prueba de reclasificación de cada eje discriminante del AVC se presentan a continuación: Región anterior-media; Eje 1 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0001, χ^2 = 197.6005, g.l. = 120, y $P < 0.0001$. Eje 2 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0021, χ^2 = 129.7140, g.l. = 92, y $P < 0.005$. Las muestras reclasificadas al 100% fueron *R. f. elatturus* (6/6), *R. f. ssp. 1* (3/3) y *R. wetzeli* (4/4). Mientras que las muestras de *R. venustus*, *R. venustus* Aroa y *R. f. tenuicauda* obtuvieron los porcentajes menores en la reclasificación (88%;

8/9), (87%; 7/8) y (85%; 6/7). Un taxón es el más diferenciado en esta área (*R. f. ssp. 1*) y los restantes se repartieron en dos grupos; un primer grupo conformado por *R. wetzeli* y *R. venustus* Aroa y el otro agrupando a *R. venustus*, *R. f. elatturus* y *R. f. tenuicauda* (Fig. 3C). Las placas de deformación (TPS), muestran que cuatro especies (*R. f. elatturus*, *R. f. tenuicauda*, *R. venustus* Aroa y *R. venustus*), tienen morfología similar en el área anterior-media; mientras que *R. f. ssp. 1* y *R. wetzeli* fueron completamente diferentes (Fig. 6).

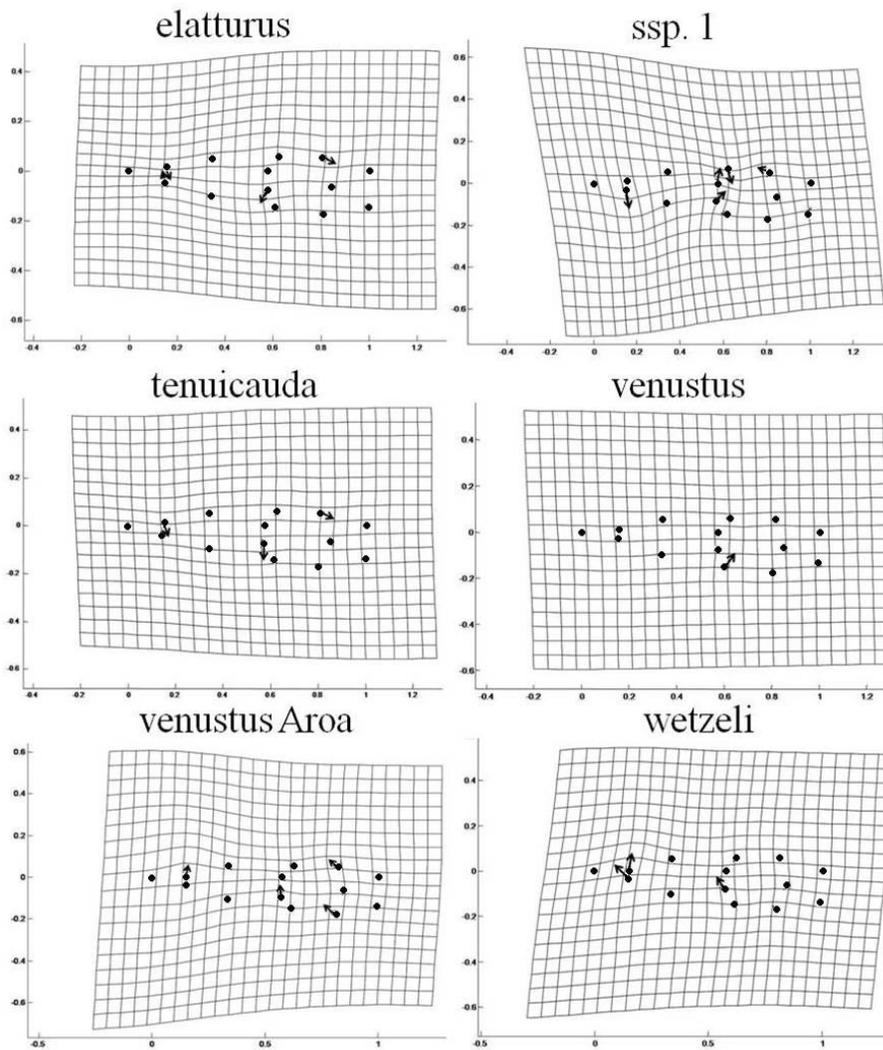


Figura 6. Rejillas de deformaciones de la vista ventral anterior-media del cráneo de *Rhipidomys* (Sección *fulviventris*), mostrando los PAR en donde ocurrieron las diferencias de los grupos a posteriori.

En la región anterior-media de la vista ventral, hubo tres medidas que separaron claramente a *R. venustus* y *R. venustus* Aroa del resto: longitud del paladar, longitud de la foramina incisivas y ancho del paladar (Tabla 1).

Con respecto a la región media-posterior, el TC de *R. f. elatturus* (19.82 mm \pm 0.75) y *R. wetzeli* (18.25 mm \pm 0.40), difirieron significativamente ($P < 0.01$) de *R. f. tenuicauda* (22.54 mm \pm 0.045), *R. f. ssp. 1* (23.44 mm \pm 1.52), *R. venustus* (22.60 mm \pm 0.51) y *R. venustus* Aroa (22.35 mm \pm 0.48). Los valores de cada eje discriminante fueron los siguientes; Eje 1 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0001, $\chi^2 = 206.3199$, g.l. = 120, y $P < 0.0001$. Eje 2 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0015, $\chi^2 = 136.0232$, g.l. = 92, y $P < 0.001$. Las muestras

reclasificadas al 100% fueron: *R. f. elatturus* (6/6); *R. f. ssp. 1* (3/3); *R. venustus* (9/9); *R. venustus* Aroa (8/8) y *R. wetzeli* (4/4). Por su parte, *R. f. tenuicauda* obtuvo el porcentaje menor (85%; 6/7). El diagrama factorial del AVC muestra la separación de cuatro taxa (*R. venustus* Aroa, *R. wetzeli*, *R. f. elatturus* y *R. f. ssp. 1*), mientras que *R. venustus* y *R. f. tenuicauda* son las más parecidas en la región ventral media-posterior (Fig. 3D). Las placas de deformación (TPS), mostraron que las mayores deformaciones para todos los taxa (excepto *R. f. tenuicauda*), ocurrieron hacia la región basioccipital (desde el PAR 3 hasta el 13; Fig. 7). La Tabla 1, mostró que una medida en el foramen magnum, en la región ventral media-posterior, claramente evidenció diferencias de *R. venustus* y *R. venustus* Aroa con respecto a los demás.

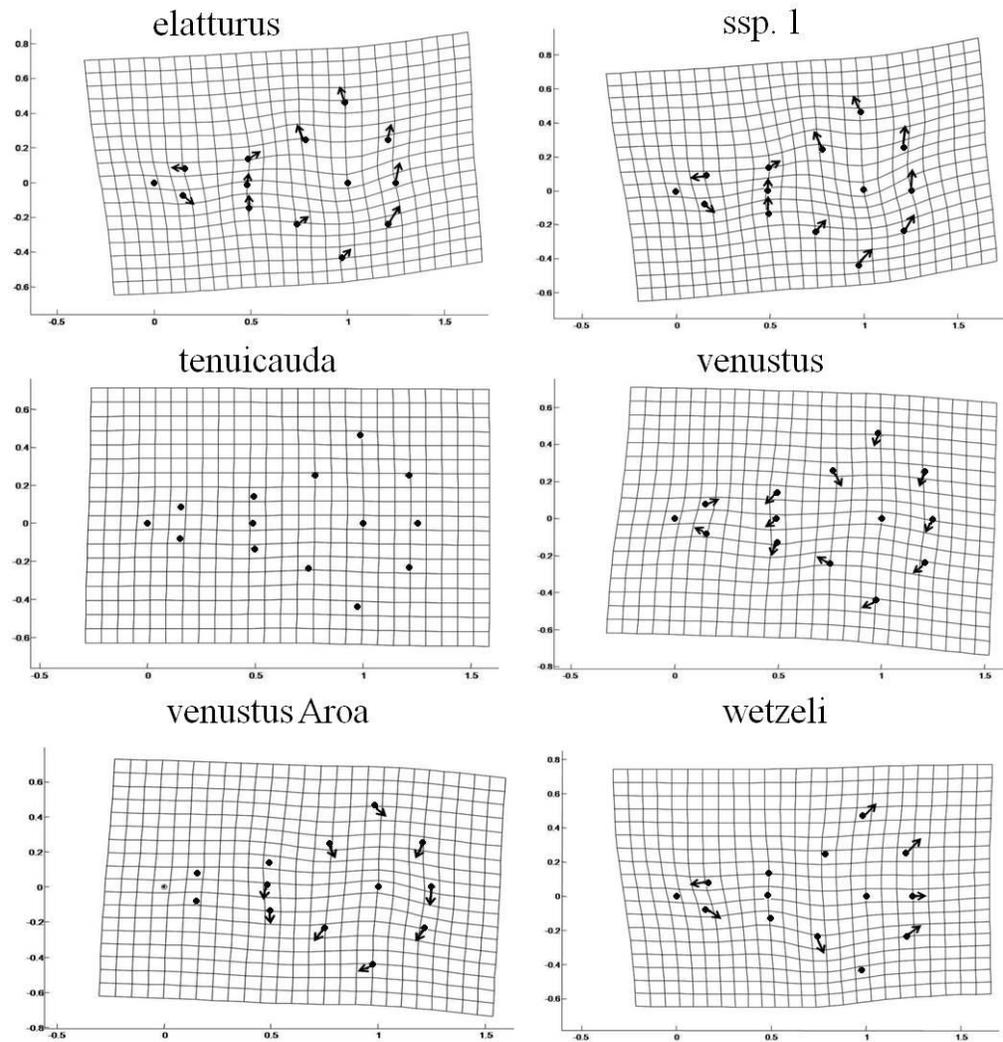


Figura 7. Rejillas de deformaciones de la vista ventral media-posterior del cráneo de *Rhipidomys* (Sección *fulviventer*), mostrando los PAR en donde ocurrieron las diferencias de los grupos *a posteriori*.

Mandíbula. Se encontraron diferencias significativas ($P < 0.005$) del TC entre *R. f. elatturus* (18.92 mm \pm 1.83), *R. f. ssp. 1* (18.71 mm \pm 1.38) y *R. f. tenuicauda* (18.43 mm \pm 1.28) con respecto a *R. venustus* Aroa (22.60 mm \pm 1.52) y *R. venustus* (23.63 mm \pm 3.853). Por su parte, *R. wetzeli* (15.36 mm \pm 0.94) presentó el menor tamaño, difiriendo significativamente ($P < 0.005$) del resto.

Los resultados de la prueba de reclasificación de cada eje discriminante del AVC fueron los siguientes: Eje 1 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0006, $\chi^2 = 161.9908$, g.l. = 110, y

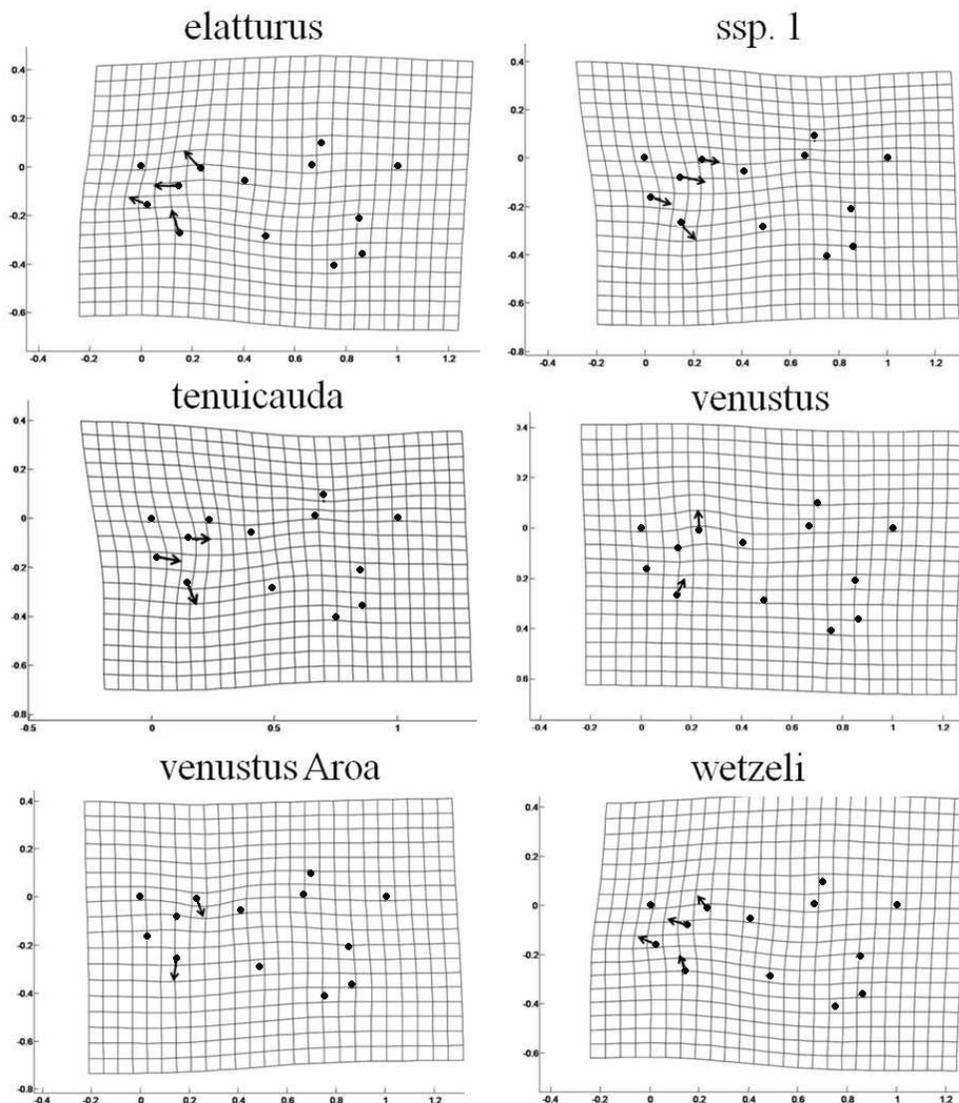


Figura 8. Rejillas de deformaciones de la mandíbula lateral de *Rhipidomys* (Sección *fulviventer*), mostrando los PAR en donde ocurrieron las diferencias de los grupos *a posteriori*.

$P < 0.0009$. Eje 2 Wilks lambda (Λ^1) = 0.0064, $\chi^2 = 111.0312$, g.l. = 84, y $P < 0.025$. Las asignaciones del 100% de reclasificación correspondieron para *R. f. ssp. 1* (3/3); *R. venustus* Aroa (8/8) y *R. wetzeli* (4/4). Los porcentajes menores fueron para *R. f. tenuicauda* (85%; 6/7), *R. f. elatturus* (83%; 5/6) y *R. venustus* (66%; 6/9). El diagrama factorial del AVC muestra una marcada separación para *R. venustus* Aroa y *R. f. ssp. 1* (Fig. 3E). En cuanto al TPS, las mayores deformaciones fueron observadas en la región anterior de la mandíbula (PAR 2, 3, 12 y 13) para *R. f. elatturus*, *R. wetzeli*, *R. f. ssp. 1* y *R. f. tenuicauda*, mientras que *R. venustus* Aroa y *R. venustus* los PAR 3 y 12 se desplazaron en sentido contrario (Fig. 8). La Tabla 1, evidenció que *R. venustus* y *R. venustus* Aroa fueron más grandes en cinco medidas de la mandíbula: longitud de la mandíbula, altura de la hendidura sigmoidea, del proceso condilar y coronoide y ancho del dentario. Por su parte, *R. wetzeli* fue menor en todas las medidas consideradas para la mandíbula en este estudio.

Discusión

En Venezuela, la sistemática y taxonomía de los *Rhipidomys*, ha sido algo controversial en cuanto a la validez o no de algunos nombres (Handley 1976; Musser y Carleton 1993; Tribe 1996; Linares 1998; López-Fuster *et al.* 2001; Voss *et al.* 2001; Musser y Carleton 2005; Sánchez-Hernández y Lew 2012). Por citar algunos ejemplos, Handley (1976) y Musser y Carleton (1993), consideraron a *R. venustus* como una especie plena, pero Tribe (1996), lo incluyó como una subespecie de *R. fulviventor*, que contenía cuatro subespecies: *R. f. tenuicauda* (Cordillera Oriental en Sucre y Monagas), *R. f. ssp. 1* (Cordillera Central en el Distrito Capital y Miranda), *R. f. elatturus* (Andes del oeste de Táchira) y *R. f. venustus* (Andes de Mérida y Trujillo). Sin embargo, otros autores consideran a *R. venustus* como una especie válida y endémica de Venezuela para los Andes (Cordillera de Mérida) y Cordillera Central (Linares 1998; Soriano *et al.* 1999; Musser y Carleton 2005; Rivas y Salcedo 2006; Sánchez-Hernández y Lew 2012). Más recientemente, su distribución se amplió para el Sistema de Colinas Lara-Falcón y es asignado a la entidad taxonómica de *R. venustus* (Anderson *et al.* 2012).

Adicionalmente, Linares (1998), considera la presencia de *R. sclateri* en el país, pero este nombre no es validado en publicaciones posteriores (Musser y Carleton 2005; Sánchez-Hernández y Lew 2012). Por citar un último ejemplo, López-Fuster *et al.* (2001), realizaron una revisión morfométrica de especímenes del norte de Venezuela asignados por estos autores a la subespecie *R. latimanus venezuelae* (*sensu* Tribe 1996); pero cabe mencionar que desde la publicación de la segunda edición de los mamíferos del mundo (Wilson y Reeder 1993), hasta las propuestas taxonómicas recientes (Linares 1998; Voss *et al.* 2001; Musser y Carleton 2005; Sánchez-Hernández y Lew 2012), el binomio reconocido para éste es *R. venezuelae*. Aunque Musser y Carleton (1993) y López-Fuster *et al.* (2001), postulan que posiblemente esta forma pueda representar el complemento andino oriental de *R. latimanus*.

En cuanto a los resultados de este estudio, los análisis derivados de la morfometría geométrica se correlacionan con las medidas tradicionales (morfometría clásica; Tabla 1), propuesta para la Sección *fulviventor* en Venezuela (Tribe 1996). El método separó a las tres especies documentadas actualmente (*R. venustus*, *fulviventor* y *wetzeli*; Sánchez-Hernández y Lew 2012) y a las tres subespecies para el caso de *R. fulviventor* (Tribe 1996).

A pesar de contar con una baja representatividad de especímenes analizados, se pueden interpretar los resultados de la siguiente manera: el lado dorsal del cráneo, representa el área en donde se manifiestan los mayores cambios, resaltado en la región del rostro y cefálica (raíz de los arcos cigomáticos, parietales, interparietales y occipital). *Rhipidomys venustus* Aroa (Sierra de Aroa) y *R. wetzeli*, son los taxa que poseen los cráneos más diferenciados en cuanto a la forma y tamaño (ver Figs. 3A, 4). Por su parte, *R. venustus* (Cordillera de Mérida, Cordillera Central, Sistema de Colinas Lara-Falcón) y *R. venustus* Aroa, tienen diferencias entre si (ver Tabla 1, Figs. 3A, 4), lo que posiblemente significaría que la población de la Sierra de Aroa puede ser un taxon no nombrado, incluido aquí en *R. venustus*.

La mandíbula de las distintas especies que conforman la Sección *fulviventor* para Venezuela, es la parte ósea menos diferenciada (en cuanto a la forma) en la región

media-posterior (e.g. procesos coronoides, angulares, condilares, hendidura sigmoidea), entre los individuos de los seis taxa. Las deformaciones en la mandíbula para todos ellos, se denotan marcadamente en la región anterior (desde la base superior e inferior de los incisivos hasta la base anterior del primer molar).

Tanto *R. venustus* Aroa como *R. venustus*, son los taxa con cráneos y mandíbulas más robustos y de mayor tamaño. Por el contrario, *R. wetzeli*, es la especie que posee el cráneo y mandíbula más pequeño. Si comparamos las medidas lineales tomadas en los PAR, con su relativo opuesto de cada vista (Tabla 1), igualmente *R. venustus* Aroa, *R. venustus* y *R. wetzeli* siguen diferenciándose del resto.

Dentro de las subespecies de *R. fulviventer*, los cráneos de *R. f. ssp. 1* (Fig. 3A, B, C, D y E), son los que menos comparten similitudes en su conformación con respecto a los otros *Rhipidomys* y por lo tanto, son los más diferenciados dentro de las subespecies de *R. fulviventer* para Venezuela. Esta nueva evidencia para *R. f. ssp. 1*, permite confirmar que estos individuos representan una forma claramente diferenciable (a nivel subespecífico; Tribe 1996) dentro de *Rhipidomys fulviventer*; lo que reviste importancia, ya que recientemente *R. f. ssp. 1.*, ha sido incluido en listados taxonómicos como *R. venustus* (Rivas y Salcedo 2006). Quedaría pendiente hacer revisiones taxonómicas que incluyan mayores muestras de la localidad tipo (Parque Nacional Waraira Repano = El Ávila; Tribe 1996) y otras adyacentes (e.g. Parque Nacional Henri Pittier), así como la comparación de caracteres externos y craneales, además de análisis de secuenciación de ADN para asignar un nombre correspondiente.

El tamaño muestral en el estudio taxonómico de mamíferos es un aspecto importante, sobre todo, en grupos altamente variantes para Venezuela (e.g. Soricomorpha; Woodman 2002). Aunque no se cuenta con un trabajo sobre variabilidad morfológica para los *Rhipidomys* venezolanos (Tribe 1996), los resultados presentados aquí y los señalados a continuación, concuerdan en que a pesar de las bajas muestras empleadas para algunas especies de mamíferos en la morfometría geométrica (sobre todo en el caso de Rodentia), éstos se correlacionan con los arreglos sistemáticos, taxonómicos y filogenéticos propuestos actualmente (la mayoría, basados en morfometría clásica).

Por ejemplo, Rivas y Linares (2006), compararon la morfología de los miembros posteriores de nueve géneros de roedores sigmodontinos en la Guayana venezolana utilizando morfometría geométrica. Pese al pequeño tamaño muestral en algunos de los taxa revisados: *Oecomys bicolor* ($n = 1$), *Oecomys concolor* ($n = 2$) y *Oecomys rex* ($n = 2$), los resultados de este estudio permitieron establecer agrupamientos en cuanto a las estrategias de locomoción entre los taxa investigados. Rodríguez (2007), con una muestra de 50 especímenes describió la forma del aparato bucal de cinco especies de roedores múridos en México, utilizando PAR en la región ventral del cráneo y la mandíbula; aunque el mayor número de individuos fue de sólo 12 (*Peromyscus mexicanus*), los resultados coincidieron con las dietas referidas previamente para las especies estudiadas; además, la morfometría geométrica le permitió separar dos taxa difícilmente de identificar (*Peromyscus mexicanus* y *P. melanocarpus*).

Otro caso, es ejemplificado en el estudio de tendencias evolutivas en cráneos de felinos, usando morfometría geométrica (Lencastre Sicuro 2011). En el total de las muestras digitalizadas por el autor, algunos de los taxa estaban representados por uno (e.g. *Catopuma badia*), dos (*Felis nigripes*) o tres individuos (*Felis margarita*); pero de igual

manera como en los ejemplos anteriores, los resultados derivados fueron concordantes con la filogenia actualmente propuesta para los félidos.

Partiendo del principio que han postulado algunos autores (Bookstein 1991; Rohlf y Marcus 1993; Adams *et al.* 2004; Zelditch *et al.* 2004), de que la morfometría geométrica es una técnica que permite la separación de las especies o grupos de especies mediante la forma de las estructuras (derivado del componente genético) y no por tamaño (derivado de la fisiología), además de la evidencia aparente de que la baja representación de muestras individuales en algunos grupos de mamíferos no afectaría los resultados (e.g. Rivas y Linares 2006; Rodríguez 2007; Lencastre Sicuro 2011), por lo antes expuesto, este método puede ser una herramienta útil, para analizar grupos taxonómicos dentro de la clase Mammalia, cuyos miembros en colecciones zoológicas estén muy mal representados (e.g. Rodentia). Sin embargo, Cardini y Elton (2007) exponen que hay que ser cautelosos en los tamaños de las muestras, en los resultados de varianza y desviación estándar, ya que en muestras pequeñas de algunos grupos, estos parámetros en la mayoría de las pruebas estadísticas son pocos exactos.

Con respecto a los nuevos ejemplares de *Rhipidomys venustus* provenientes de la Sierra de Aroa, es importante destacar que esta área ha llamado la atención en los años recientes y se han realizado algunas investigaciones relacionadas con mamíferos (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011; García *et al.* 2012). Las descripciones de algunos taxa de vertebrados conocidos sólo de esta región (e.g. Roze y Solano 1963; Mijares-Urrutía y Rivero 2000; Quiroga-Carmona y Molinari 2012), es una muestra de las altas tasas de especiación en ese sitio.

En vista de la separación de los *R. venustus*, provenientes de esta formación boscosa, se requieren de investigaciones adicionales que contemplen la revisión de caracteres asociados con morfología externa (patrones de coloración corporal, escamas, almohadillas, entre otros), cráneo-mandibulares (estructuras óseas, presencia o ausencia de cúspides en los dientes) y genética para esta morfoespecie, esto con la finalidad de soportar los hallazgos geométricos y de medidas. Los *Rhipidomys* de la Sierra de Aroa, pueden representar a un taxón diferenciado a nivel de subespecie o especie. Hasta tanto esto no ocurra, los especímenes provenientes del área siguen siendo asignados provisionalmente a *R. venustus*.

Agradecimientos

A F. Bisbal, J. Sánchez-Hernández y E. Camargo por permitirnos revisar los ejemplares depositados en el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG). A J. Liria y dos árbitros anónimos por las sugerencias para mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- ACERO, A. P., J. J. TAVERA, Y J. REYES. 2005. Systematics of the genus *Bagre* (Siluriformes: Ariidae): A morphometric approach. *Cybium* 29:127-133.
- ADAMS, D. C., D. E. SLICE, Y F. J. ROHLF. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- ANDERSON, R. P., E. E. GUTIÉRREZ, J. OCHOA-G., F. J. GARCÍA, Y M. AGUILERA. 2012. Faunal nestedness and species-area relationship for small non-volant mammals in "sky

- islands" of northern Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47:157-170.
- BECHARA, Y. W., Y J. LIRIA.** 2012. Morfometría geométrica en cinco especies de Buthidae y Scorpionidae (Arachnida: Escorpiones) de Venezuela. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:421-431.
- BOGDANOWICZ, W., J. JUSTE, R. D. OWEN, Y A. SZTENCEL.** 2005. Geometric morphometrics and cladistics: testing evolutionary relationships in mega- and microbats. *Acta Chiropterologica* 7:39-49.
- BOOKSTEIN, F. L.** 1991. *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology* Cambridge University Press. New York, EE.UU.
- CARDINI, A., Y S. ELTON.** 2007. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology* 126:121-134.
- CAMUL, R., Y P. D. POLLY.** 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in Marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59:2460-2472.
- CORDERO-ESTRELA, P., M. BAYLAC, D. CHRISTIANE, Y J. POLOP.** 2008. Combining geometric morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: case study in sympatric Argentinian species of the genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94:365-378.
- CORTI, M., M. AGUILERA, Y E. CAPANA.** 1998. Phylogeny and size and shape changes in the skull of the South American rodent *Proechimys*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44:139-150.
- DELGADO-JARAMILLO, M. I., M. MACHADO, F. J. GARCÍA, Y J. OCHOA.** 2011. Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario. *Revista de Biología Tropical* 59:1757-1776.
- DE ANDRADE COSTA, B. M., L. GEISE, L. G. PEREIRA, Y L. P. COSTA.** 2011. Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 92:945-962.
- DE LA SANCHA, N. U., G. D' ELÍA, C. J. TRIBE, P. E. PÉREZ, L. VÁLEZ, Y R. H. PINE.** 2011. *Rhipidomys* (Rodentia, Cricetidae) from Paraguay: noteworthy new records and identity of the Paraguayan species. *Mammalia* 75:269-276.
- DUJARDIN, J. P.** 2000. Introducción a la Morfometría, con énfasis en Triatominae y Phlebotominae. IRD, UMR CNRS-IRD 9226. (Disponible en: <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics/>).
- GARCÍA, F. J., M. I. DELGADO-JARAMILLO, M. MACHADO, Y L. AULAR.** 2012. Preliminary inventory of mammals from Yurubí National Park, Yaracuy, Venezuela with some comments on their natural history. *Revista de Biología Tropical* 60:459-472.
- GUERRERO, J. A., E. DE LUNA, Y C. SANCHEZ-HERNÁNDEZ.** 2003. Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80:45-55.
- HAMMER, Ø., Y D. A. T. HARPER.** 2011. PAST: PAleontological STATistics, versión 2.10. (Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer/past/>).

- HANDLEY, C. O. JR.** 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series 20:1-91.
- LENCASTRE, S. F.** 2011. Evolutionary trends on extant cat skull morphology (Carnivora: Felidae): a three dimensional geometrical approach. Biological Journal of the Linnean Society 103:176-190.
- LINARES, O. J.** 1998. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- LÓPEZ-FUSTER, M. J., R. PÉREZ-HERNÁNDEZ, Y J. VENTURA.** 2001. Variación craneométrica de *Rhipidomys latimanus venezuelae* (Muridae, Sigmodontinae). Orsis 16:111-120.
- MIJARES-URRUTÍA, A., Y R. RIVERO.** 2000. A new treefrog from The Sierra de Aroa, Northern Venezuela. Journal of Herpetology 34:80-84.
- MARCHÁN-RIVADENEIRA, M. R., C. J. PHILLIPS, R. E. STRAUSS, J. A. GUERRERO, C. A. MANCINA, Y R. J. BAKER.** 2010. Cranial differentiation of fruit-eating bats (genus *Artibeus*) based on size-standardized data. Acta Chiropterologica 12:143-154.
- MORGAN, C. C.** 2009. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. Mammalian Biology 74:497-506.
- MUSSER, G. G., Y M. D. CARLETON.** 1993. Family Muridae. Pp. 501-755 in Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference (Wilson D. E., y D. M. Reeder, eds.). Segunda edición. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- MUSSER, G. G., Y M. D. CARLETON.** 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894-1531 in Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference (Wilson D. E. y D. M. Reeder, eds.). Tercera edición. Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- QUIROGA-CARMONA, M., Y J. MOLINARI.** 2012. Description of a new shrew of the genus *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae), from the Sierra de Aroa, an isolated mountain range in northwestern Venezuela, with remarks on biogeography and conservation. Zootaxa 3441:1-20.
- RIVAS, B. A., Y M. A. SALCEDO.** 2006. Lista actualizada de los mamíferos del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 164:29-56.
- RIVAS, B. A., Y O. J. LINARES.** 2006. Cambios en la forma de la pata posterior entre roedores sigmodontinos según su locomoción y hábitat. Mastozoología Neotropical 13:205-215.
- RODRÍGUEZ A. A.** 2007. Descripción morfométrica del aparato bucal de cinco especies de roedores múridos del Municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional. Ciudad de México, México.
- ROHLF, F. J.** 2007. TpsDig, program for Digitizing landmarks and outline for Geometric morphometric analyses, Version 2.04. (Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>).
- ROHLF, F. J., Y L. MARCUS.** 1993. A Revolution in Morphometrics. Trends Ecology and Evolution 8:129-132.
- ROZE, J. A., Y H. SOLANO.** 1963. Resumen de la familia Caecilidae (Amphibia: Gymnophiona) de Venezuela. Acta Biológica Venezolánica 3:287-300.

- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J., Y D. LEW.** 2012. Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 173-174:173-238.
- SHEETS, H. D.** 2005a. CoordGen6, Coordinate Generation program for calculating shape coordinates. (Disponible en: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>).
- SHEETS, H. D.** 2005b. CVAGen6, Canonical Variates Analysis program for the analysis of shape, based on partial warp scores. (Disponible en: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>).
- SORIANO, P. J., A. DÍAZ DE PASCUAL, J. OCHOA-G., Y M. AGUILERA.** 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24:17-25.
- SOTO-VIVAS, A., J. LIRIA, Y E. DE LUNA.** 2011. Morfometría geométrica y filogenia en *Rhodniini* (Hemiptera, Reduviidae) de Venezuela. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 27:87-102.
- TRIBE, C. J.** 1996. The Neotropical rodent genus *Rhipidomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) - a taxonomic revision. Ph. D. dissertation. University College. London, Reino Unido.
- TRIBE, C. J.** 2005. A new species of *Rhipidomys* (Rodentia, Muroidea) from north-eastern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 63:131-146.
- VAN DER MOLEN, S., N. MARTÍNEZ ABADÍA, Y R. GONZÁLEZ-JOSÉ.** 2007. Introducción a la morfometría geométrica: curso teórico práctico. Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
- VOSS, R. S., D. P. LUNDE, Y N. B. SIMMONS.** 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263:1-236.
- WILSON, D. E., Y D. A. REEDER (EDS).** 1993. Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference, segunda edición. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- WOODMAN, N.** 2002. A new species of small-eared shrew from Colombia and Venezuela (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae: Genus *Cryptotis*). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115:249-272.
- ZELDITCH, M., D. L. SWIDERSKI, H. D. SHEETS, Y W. L. FINK.** 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic. Boston, EE.UU.

Sometido: 6 de diciembre de 2012

Revisado: 11 de diciembre de 2012

Aceptado: 15 de marzo de 2013

Editor asociado: Jesús Maldonado

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

Apéndice I

Especímenes examinados:

Rhipidomys venustus. MZUC: La Trampa del Tigre (10° 54' 11" N, -68° 48' 01" O; 1,940m), Sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, estado Yaracuy (MZUC-970 al 978). Monumento Natural Pico Codazzi, estado Aragua (MZUC-900). EBRG: San Luís, Parque Nacional Juan Crisóstomo Falcón, sector Cumbre de Uría, 9 km de Cabure; 1,320 m (EBRG-24865). 9.4 km, Norte de Caracas Dto. Federal (EBRG-15251). 14 Km E. Trujillo (EBRG-15253, 15254, 15255, 15256). 5.5 Km E. y 2 Km S, Tabay, Mérida (EBRG-15258). Monte Zerpa, La Hechicera, 1,900 m, Mérida (EBRG-28303).

Rhipidomys wetzeli. EBRG: 85 Km SE El Dorado, Bolívar (EBRG-15236, 15237, 15238, 15239).

Rhipidomys fulviventor elatturus. EBRG: 35 Km S y 22 Km O San Cristóbal, Táchira (EBRG-15241, 15242, 15243, 15244, 15245, 15246).

Rhipidomys fulviventor ssp. 1. EBRG: 9.4 Km N, Caracas, Venezuela (EBRG-15248, 15250, 15252).

Rhipidomys fulviventor tenuicauda. EBRG: 2 Km N y 4 Km O de Caripe, cerca de San Agustín, 1,162 m, Monagas (EBRG-15259, 15260, 15261, 15262, 15263, 15264). Serranía Turimiquire, cumbre cerro La Laguna, 2,200 m Anzoátegui (EBRG-22872).

Apéndice II

Definición de los Puntos Anatomicos de Referencia (PAR) para cada una de las vistas digitalizadas:

Dorsal del cráneo: 1, punto más anterior del rostro entre los nasales; 2-16, punto más ancho del rostro en la región maxilar; 3-15, punto anterior de la raíz dorsal del arco cigomático en la región maxilar; 4-14, punto en la sutura del hueso esquamosal con el jugal; 5-13, punto posterior del arco cigomático en el hueso esquamosal; 6-12, margen posterior de la abertura acústica en la región de la bula timpánica; 7-11, punto exterior medio sobre el hueso periótico; 8-10, punto exterior de la región exoccipital; 9, punto más posterior del cráneo.

Ventral anterior-media del cráneo: 1, punto más anterior del paladar en la base de los incisivos superiores; 2, punto anterior de la foramina incisiva izquierda; 3-13, punto medio de la foramina incisiva en la sutura premaxilar-maxilar; 4, punto posterior de la foramina incisiva derecha; 5-11, punto medio entre el alvéolo del primer molar superior; 6-10, punto anterior entre el alvéolo del tercer molar superior; 7-9, punto anterior de los pterigoides en la región pre-esfenoide; 8, punto más posterior del paladar; 12, punto posterior de la foramina incisiva derecha; 14, punto anterior de la foramina incisiva derecha.

Ventral media-posterior del cráneo: 1, punto posterior del hueso pre-esfenoide; 2-14, punto medio del hueso basi-esfenoide; 3-12, punto anterior en la región basi-occipital; 4-11, punto medio en la región basi-occipital; 5-10, punto posterior en la región basi-occipital; 6-9, punto posterior interno de los cóndilos occipitales; 7, punto anterior del foramen magnum; 8, punto posterior del foramen magnum.

Lateral del cráneo: 1, punto más anterior del cráneo; 2, punto sobre la base de la raíz dorsal anterior del arco cigomático; 3, punto medio sobre la región frontal; 4,

punto medio del hueso parietal; 5, punto medio entre la sutura anterior y posterior del hueso interparietal; 6, punto medio en la región exoccipital; 7, punto más alto del hueso occipital; 8, punto medio del hueso occipital; 9, punto medio inferior de la bula timpánica; 10, punto posterior de la fila molar en la base posterior del último molar; 11, punto anterior de la fila molar en la base anterior del molar; 12, punto en la base inferior de los incisivos superiores; 13, punto en la base superior de los incisivos superiores.

Mandíbula lateral: 1, punto en la base superior de los incisivos; 2, punto más profundo en la curvatura entre la base superior de los incisivos y la base anterior del primer molar; 3, punto anterior en la base del primer molar; 4, punto superior del dentario en la base posterior del segunda molar; 5, punto superior del proceso coronoide; 6, punto más profundo de la hendidura sigmoidea ; 7, punto superior más externo del proceso condilar; 8, punto más interno del dentario entre el proceso condilar y proceso angular; 9, punto más externo del proceso angular; 10, punto en la base inferior del proceso angular; 11, punto interno más profundo en la curvatura de la base de la mandíbula; 12, punto más externo de la curvatura en la región anterior de la base de la mandíbula; 13, punto en la base inferior de los incisivos.